Territorialität bei Libellen (Odonata)

Ergebnisse und Ausblicke

Von **Douglas St. Quentin**

(Mit 3 Abbildungen im Text)

I. Territorialität bei Anisoptera

a) Hochentwickelte Territorialitätsformen

Territorialität ist von allen Insekten bei Libellen am weitesten verbreitet und am gründlichsten untersucht worden. Hier soll diese Verhaltensart an Hand der Geschichte ihrer Entdeckung bis zu ihren einfachsten Formen verfolgt werden, um ihre Entstehung und womöglich auch ihre Bedeutung für das Leben dieser Insekten aufzuklären.

Territorialität wurde zuerst vom britischen Forscher Howard bei einigen Vogelarten beobachtet. Howard (1920) stellte fest, daß manche Vögel bestimmte Plätze für sich beanspruchten und andere Vögel, vor allem der gleichen Art und des gleichen Geschlechtes, aus diesen Plätzen zu verjagen trachteten. Howard nannte diese beanspruchten Plätze „Territorien", dieses Verhalten „Territorialität".

Bei Libellen beobachtete zuerst St. Quentin (1934) ein auffallendes Verhalten verschiedener *Anisoptera*. Sie flogen an bestimmten Plätzen hin und her und verjagten andere Libellen, die sich in die Nähe wagten.

Eine Durchsicht der Literatur ergab, daß dieses Verhalten auch schon anderen aufgefallen war. So stand im „Brehm" (1869, p. 451) über das Benehmen jagender Libellen: „Sie fliegen in waldigen und bergigen Gegenden mehr einzeln, weil jede ihr Jagdrevier in wildem Flug beständig durchstreift und so leicht keine zweite darin duldet." Oder bei Wesenberg-Lund (1913, p. 180): „Die Männchen scheinen jedes für sich sein eigenes Jagdrevier zu besitzen, und kommen sie in eines der anderen hinein, entstehen heftige Kämpfe."

Angaben dieser Art waren nicht selten. Allerdings war nicht jedes Auf- und Abfliegen einer Libelle deshalb schon ein Re-

vierflug, nicht jeder Kampf zweier Libellen schon eine Revierverteidigung. Es mußte bestimmt werden, wann ein Verhalten als Revierflug anzusehen sei.

Drei Bedingungen sollten erfüllt sein, sollte das Verhalten als Revierflug gelten. Der Raum, in dem die Libelle flog, sollte erkennbar begrenzt sein; die Libelle sollte diesen Raum verteidigen, d. h. keine andere Libelle, vor allem der gleichen Art und des gleichen Geschlechtes, in diesem Raume dulden; schließlich sollte dieses Verhalten eine gewisse Zeit währen.

War eine der drei Bedingungen nicht erfüllt, wurde der Fall ausgeschieden; es blieben genug, die erkennen ließen, daß dieses Verhalten recht verbreitet sei. Ein typischer Fall, das Verhalten in einem Revier über einem Bachlauf, sei geschildert:

An den Ufern eines kleinen Baches zwischen Wiesen und Getreidefeldern fliegt das Männchen einer Libellenart *(Somatochlora metallica* v. d. Lind.) bachaufwärts bis zu einer Gruppe von Weiden, dann macht es kehrt und fliegt bachabwärts bis zu einer Stelle, wo der Bach eine scharfe Wendung macht. Die abgeflogene Strecke wird gemessen, sie ist ungefähr einen Kilometer lang. Als ein Männchen der gleichen Art über dem Bachlauf erscheint, wird es sofort angegriffen. Beide Libellen fliegen in wilder Hetze davon. Nach einigen Minuten erscheint ein Männchen der gleichen Art — es wird angenommen der Revierinhaber — und setzt seinen Flug bachauf-bachab fort. Als ein Weibchen der gleichen Art erscheint, wird es vom Männchen angegangen und zur Paarung gebracht. Das Männchen blieb bis zum späten Nachmittag über dem Revier.

Dieses Verhalten erfüllte die drei gestellten Bedingungen und war zweifelsfrei als Revierflug anzusehen.

Als nächstes stellte sich die Frage, zu welchem Zwecke die Libelle ein Revier besetze; zwei Deutungen drängten sich auf. Das Libellenmännchen konnte hier auf Weibchen lauern, die das Gewässer zum Zwecke der Eiablage aufsuchten. Das Revier wäre also ein Paarungsraum, die Kämpfe der Männchen vor allem Paarungskämpfe, wie von vielen Tiergruppen bekannt. Die zweite Deutung sah in den Revieren, wie in den zitierten Literaturstellen, Jagdreviere. Libellen sind Raubtiere, die beobachteten Arten sogar im höchsten Maße; ein Revier wäre demnach der Raum, in dem die Libelle ihrer Beutejagd obliegt. Andere Männchen würden als Nahrungskonkurrenten, vielleicht sogar als Beute angesehen und angegriffen.

Diese Erklärung traf sicherlich für solche Reviere zu, die fern vom Wasser lagen, wo der Besuch eierlegender Weibchen nicht zu erwarten war, also für Landreviere. Diese waren viel seltener

als Wasserreviere anzutreffen, vielleicht auch schwerer zu erkennen. Ein solches Revier sei beschrieben:

Auf einer Blöße, mitten im Hochwald, springen Gruppen von jungen Fichten kulissenartig vor, bilden kleine Buchten. In einigen von diesen Buchten fliegen Männchen einer Libellenart (*Somatochlora flavomaculata* v. d. Lind.) in ungefährer Manneshöhe. Die Zeit, während die das Revier beobachtet wurde, etwa vier Stunden lang, verließen die Libellen ihre Reviere in den Buchten nur dann, wenn sie eine Beute über die Reviergrenze hinaus verfolgten. Gelangte dabei ein Männchen in das Revier eines Nachbarn, wurde es sofort vom Revierinhaber hinausgejagt. Es wurde beobachtet, daß die Verfolgung nie über die Reviergrenze hinausging. Über den Wipfeln der Fichten, etwa in einer Höhe von vier Metern, flog ein anderes Libellenmännchen (*Aeschna grandis* L.) gut zwei Stunden lang hin und her. Zwischen diesem Männchen und den Männchen in den Buchten kam es zu keinem Zusammenstoß, wahrscheinlich weil die Entfernung über die Sehweite der Libellen ging.

Auch hier waren die drei Bedingungen für einen Revierflug eindeutig gegeben. Die Reviere waren erkennbar abgegrenzt, sie wurden gegen andere Libellen verteidigt und die Besetzung der Reviere währte eine gewisse Zeit. Es waren unbezweifelbar Jagdreviere, denn eierlegende Weibchen waren hier, mitten im Hochwald und fern vom Wasser, nicht zu erwarten und stellten sich auch nicht ein.

Die gleiche Art von Revieren beobachtete auch Wesenberg-Lund (l. c., p. 400): „Oft kann man, wenn man einen in Buchten auslaufenden Waldrand in größeren Abständen mit dem Anastigmat untersucht, sehen, wie jede einzelne *Ae. (Aeschna) grandis* oder *Ae. cyanea* ihre Bucht gepachtet hat und daß große Kämpfe ausgestritten werden, wenn ein Fremder in das Jagdrevier eindringt."

Weitere Beobachtungen vervollständigten das Bild. Zwei Revierarten waren zu unterscheiden. Es gab Reviere über dem Wasser, wo neben dem Beutefang, denn der wurde auf allen Revieren beobachtet, auch auf eierlegende Weibchen gelauert wurde, und Reviere über Land, wo in der Hauptsache dem Beutefang nachgegangen wurde. Beide Reviere wurden gegen andere Libellen, vor allem der gleichen Art und des gleichen Geschlechtes, verteidigt. Die Reviere waren die „Territorien" der Verhaltensforscher; die erst in der Ornithologie nachgewiesene „Territorialität" war auch bei Libellen gegeben.

Beobachtungen der Kämpfe der Männchen im Revier zeigten, daß die Revierlibelle in der Regel Sieger blieb; relativ selten nur mußte sie dem Eindringling das Revier überlassen. Es schien, als ob jene Libelle, die als erste das Revier besetzte, auch

die meiste Aussicht hätte, das Revier gegen später eindringende Konkurrenten zu verteidigen.

Die gleiche Beobachtung machte auch Fudakowski (1930, p. 1): „Einzelne Männchen wählen sich ihre Jagdreviere, jeden Fremdling, wäre es auch sein Artgenosse, oder der sie so an Größe übertreffende Anax imperator, heftig davonjagend."

Hier handelte es sich um eine relativ kleine Anisoptere, um *Sympetrum fonscolombei* Selys, die erwiesenermaßen häufig der größeren *Anax*-Art zur Beute fällt. Im Besitze eines Reviers wäre sie anscheinend dem Eindringling gegenüber im Vorteil.

Auch ein gegenteiliger Fall, wo die Revierlibelle einem schwächeren Gegner das Feld räumen mußte, sei geschildert:

An einem kleinen Tümpel fliegt das Männchen einer *Aeschna cyanea* Müller über der Wasserfläche hin und her. Ein Männchen von *Somatochlora flavomaculata* v. d. Lind. kommt angeflogen und dringt in das Revier ein. Ein erbitterter Kampf entführt beide Libellen aus den Augen des Beobachters. Nach einigen Sekunden kommt das *Somatochlora*-Männchen zurück — es wird wenigstens angenommen, daß es das gleiche Männchen und der Eindringling war — und blieb ohne gestört zu werden, bis zum Abend über dem eroberten Revier.

Es ist zu beachten, daß in diesem Falle die größere Art der kleineren, aber im System höher stehenden Art das Revier überlassen mußte.

Das Auftreten der Geschlechter war verschieden; jagende Männchen wurden mehr über Wasserrevieren, jagende Weibchen mehr über Landrevieren angetroffen. Außer dieser örtlichen Trennung der Geschlechter auf verschiedenen Revieren, war auch eine zeitliche zu beobachten, denn auf manchen Wasserrevieren erschienen oft die Weibchen erst dann, wenn die Männchen das Revier zu räumen begannen.

Die gleiche Beobachtung machte auch der russische Forscher Bartenef (1932). Er beobachtete an einem Hochgebirgssee im Kaukasus, daß die Zahl der Männchen einer Libelle (*Aeschna juncea* L.) bis Mittag zunahm, später sich verringerte, bis am Abend praktisch keine Männchen mehr zu sehen waren. Im Gegensatz dazu fehlten die Weibchen am Morgen, erschienen erst gegen Mittag und zeigten am Abend ihre größte Anzahl. Trübes Wetter verminderte die Zahl der Männchen und erhöhte die der Weibchen. Bartenef zog daraus den Schluß, daß die Weibchen ihre Nahrung mehr über Land suchen und über dem See vorwiegend zur Ablage der Eier erscheinen. Dazu bevorzugen sie eine Tageszeit oder eine Wetterlage, an der sie von den Männchen weniger gestört werden.

Diese Beobachtungen und Versuche ergeben zusammenfassend, daß Libellen gewisse Räume, hier Reviere genannt, be-

setzen und gegen andere Libellen verteidigen. Dieses Verhalten kann der „Territorialität“ von Howard gleichgesetzt werden. Die Reviere der Libellen entsprechen den Territorien der höheren Wirbeltiere.

Diese Reviere oder Territorien liegen über Gewässern und über dem Lande. Über dem Wasser werden sie vorwiegend von Männchen, über dem Lande von Männchen und Weibchen gehalten.

Auf Wasser- wie auf Landrevieren wird auf Beute gejagt; auf Wasserrevieren lauern die Männchen auch auf das Erscheinen der Weibchen, welche hier zur Paarung und Eiablage kommen. Wir können daher Landreviere als Jagdreviere, Wasserreviere als Jagd- und Paarungsreviere ansehen.

Auf Landrevieren kann insofern eine Trennung der Geschlechter eintreten, als Männchen und Weibchen getrennte Reviere bejagen; auf Wasserrevieren in der Weise, daß die Geschlechter ein Revier zu verschiedenen Zeiten aufsuchen.

Weitere Ergebnisse brachten die Beobachtungen und Experimente von Moore (1948 und 1952). Der Autor hatte in Gambia, Westafrika, das Verhalten einer tropischen Art, *Tholymis tillarga* (Fabr.), beobachtet. Männchen dieser Art flogen über schmale Rinnen fließenden Wassers regelmäßig auf und ab und griffen andere Libellen, die sich in die Nähe wagten, vehement an. Moore, dem das Territorialitätsproblem aus der Vogelkunde her wohl vertraut war, fiel sofort die Übereinstimmung auf und er beschloß dieses Verhalten näher zu untersuchen.

Die Untersuchungen fanden in England an den Ufern eines kleinen Flusses und an einem kleinen Tümpel durch drei Jahre hindurch statt. Es konnte festgestellt werden, daß die Zahl der Männchen, wie bei Bartenef an seinem Kaukasussee, bei Schönwetter gegen Mittag zunahm, später wieder geringer wurde. Die Höchstzahl der Libellen an einem Biotop blieb auffallend konstant. Die abnehmende Zahl einer Art konnte durch den Zuzug anderer Arten, der Zuzug neuer Libellen aber auch durch die Vertreibung der bisherigen Biotopbevölkerung kompensiert werden. In einem konkreten Fall konnte beobachtet werden (Abb. 1), daß im Lauf eines Vormittages ein Zuzug von 10 größeren Libellen auf dem Versuchsbiotop durch die Verdrängung von 22 kleineren Libellen ausgeglichen wurde.

Daraus war der Schluß gestattet, daß ein Biotop nur eine bestimmte Anzahl von Libellen aufnehmen könne. Wurde diese

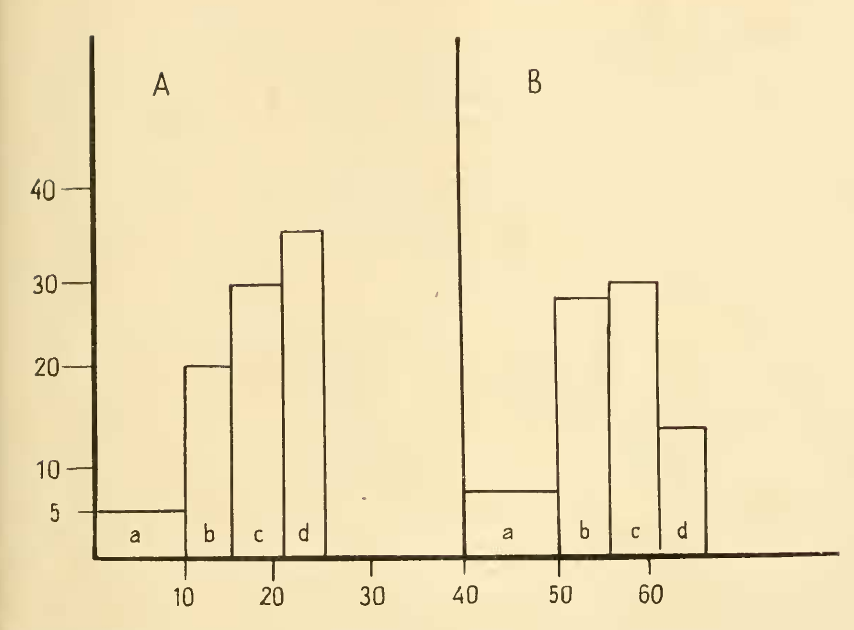


Abb. 1: Die Anzahl der Libellen an einem Biotop. A am Morgen, B zu Mittag des 20. Juli 1941. a: *Anax imperator* Leach, b: *Orthetrum cancellatum* L., c: *Libellula quadrimaculata* L., d: *Sympetrum striolatum* Charp.

Höchstzahl überschritten, entwickelten sich territoriale Kämpfe, die zur Verdrängung des Bevölkerungsüberschusses führten. Territorialität hätte also im Leben der Libelle die Aufgabe, das biologische Gleichgewicht zu erhalten, Überbevölkerung der Biotope hintanzuhalten.

Beobachtungen, wie die Libellen ihre Reviere verteidigten, führten zu überraschenden Ergebnissen. Drang eine Libelle in ein besetztes Revier ein, konnten sich drei verschiedene Verhaltensweisen abspielen (Abb. 2a, b und c). Die Revierlibelle konnte den Eindringling durch einen Vorstoß verjagen (Abb. 2a), es konnte zu einem Kampfe kommen (Abb. 2b) oder die Revierlibelle versuchte den Eindringling mit ihren Hinterleibsanhängen am Nacken zu fassen. Gelang dies, so schloß sich ein Flug in „Tandemstellung“ (Abb. 2c) an, was als Kopulationsversuch gedeutet werden mußte. Da diese Kopulationsversuche am untauglichen Objekt gar nicht selten waren, zog M o o r e damals (1952) den Schluß, die Kampfhandlungen der Männchen im Revier wären vielleicht nur mißglückte Paarungsversuche und

keine Verteidigung der Reviere und daher kein Beweis für eine Territorialität dieser Arten.

Diese Ansicht Moore's wurde aber bald durch Beobachtungen und Versuche von Bilek, Jakobs und Mayer widerlegt.

Bilek (1953) beobachtete das Verhalten der beiden *Anax*-Arten *A. imperator* Leach und *A. parthenope* Selys über einem

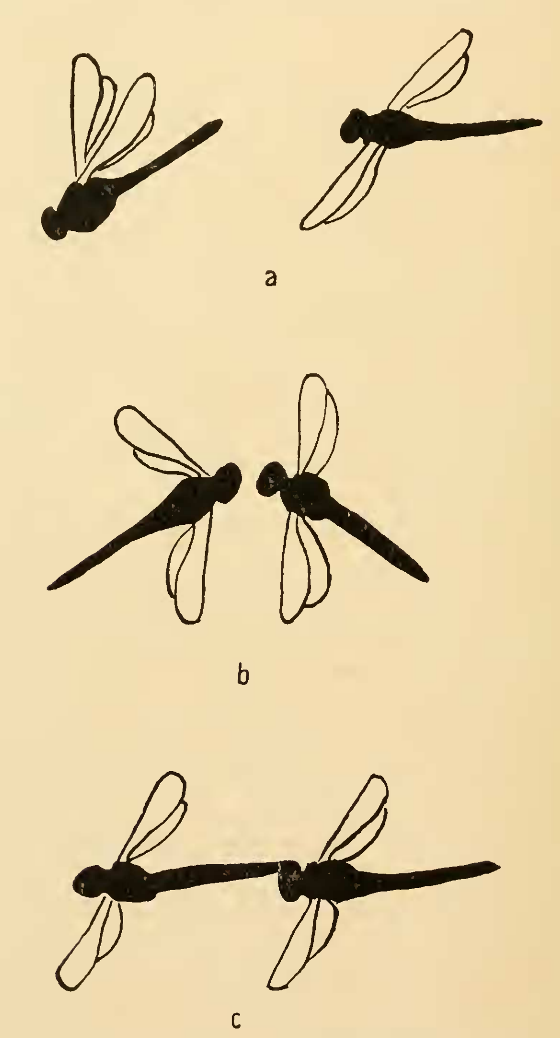


Abb. 2: Das Verhalten der Revierlibelle gegen einen Eindringling. a: der Eindringling wird verjagt, ohne daß es zu einem Kampf kommt; b: es kommt zum Kampfe; c: der Eindringling wird am Nacken gefaßt (Paarungsversuch).

Gewässer. Die schwächere *A. parthenope* wurde bei ihrem Erscheinen regelmäßig von der stärkeren *A. imperator* angegriffen und vertrieben. Aus diesem Grunde erschienen die Weibchen von *A. parthenope* erst gegen Abend, wenn *A. imperator* schon das Gewässer verlassen hatte, um ihre Brutgeschäfte zu verrichten. Diese Kämpfe der Weibchen um die Eiablageplätze konnten unmöglich als mißglückte Paarungsversuche gelten. Hier war ein typisches territoriales Verhalten gegeben und überdies noch eine neue Art von Territorium bekannt geworden. Denn hier war der Eiablageplatz „defended area".

Noch eindeutiger sprachen die Versuche von Jakobs (1955) für Libellenterritorialität. Er konnte bei *Plathemis lydia* Drury und *Perithemis tenera* (Say) feststellen, daß gewisse Plätze immer wieder von diesen beiden Arten besetzt wurden, auch dann, wenn die Libelle schon längere Zeit, bis zu fünf Tage lang, abwesend gewesen war. Schon das sprach für Territorialität. — Überraschender noch waren die Ergebnisse, als der Autor, um das Verhalten der Weibchen in Abwesenheit der Männchen zu untersuchen, die Männchen über dem Versuchsgewässer wegfing. Daraufhin begannen sich die Weibchen die Brutplätze streitig zu machen. Sie kämpften um sie und verjagten neu einfliegende Weibchen. Das Ausschalten der Männchen hatte Territorialität bei den Weibchen ausgelöst. Damit war nicht nur bewiesen, daß auch den Weibchen Territorialität zukomme, sondern auch, daß Territorialität, wo sie zu fehlen scheint, künstlich relativ leicht ausgelöst werden könne.

Den endgültigen Beweis, daß Libellen Territorialität zukomme, erbrachten die Beobachtungen und Versuche von Mayer (1957). Der Autor hatte sein Augenmerk der Paarung und dem Beutefang von Großlibellen (*Aeschna cyanea* Müll. *Aeschna grandis* L. *Aeschna mixta* Latr.) zugewandt. Es ergab sich, daß zwischen Paarungs- und Kampfhandlungen der Männchen eindeutig unterschieden werden konnte.

Der Angriff der Revierlibelle auf einen Eindringling erfolgte stets wie der Angriff auf eine Beute, durch Anflug von unten her (Abb. 3a); bei Paarungsversuchen wurde der Partner dagegen stets von oben her (Abb. 3b) angegangen. Einen Angriff auf einen Eindringling schildert der Autor mit den Worten:

„Der Angriff erfolgt bei allen untersuchten Arten ausnahmslos von unten her gegen den Thorax des Angegriffenen. Dieser ergreift sofort die Flucht und sucht nun seinerseits unter den stets tiefer fliegenden Ver-

folger zu gelangen und ihn anzugreifen. Das geschieht durch seitliches Abwärtskurven, das vom Verfolger durch entsprechende Bewegungen pariert wird. Dadurch kommt der charakteristische Kurvenflug zweier sich verfolgender Libellen zustande, der sich bis zu einem senkrechten Abwärtsstrudeln beider Tiere steigern kann."

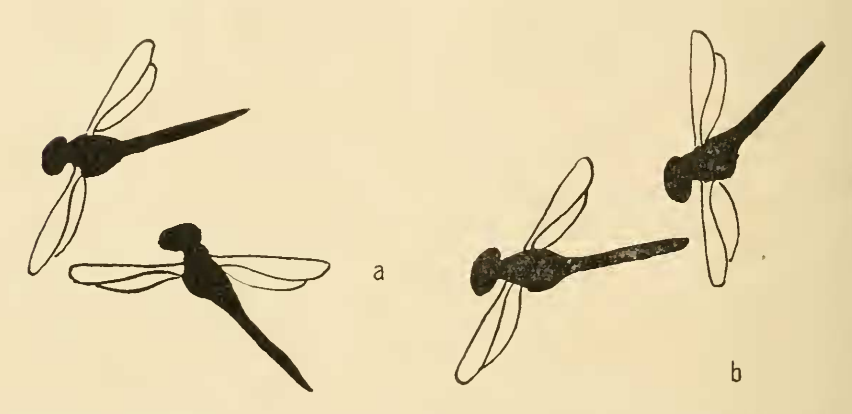


Abb. 3: Unterschied zwischen Beuteangriff und Paarungsversuch. a: Beuteangriff, Anflug von unten her; b: Paarungsversuch, Anflug von oben her.

Bei Paarungsversuchen wurde dagegen stets versucht, den Partner zu überfliegen, um ihn mit den Hinterleibsanhängen am Nacken zu fassen. Glückte dies, konnte ein Flug in „Tandemstellung" beobachtet werden (Abb. 2c).

Damit war die These, daß die Kampfhandlungen der Libellen nur Paarungsversuche seien, endgültig widerlegt. Es lag kein Grund mehr vor, Libellenterritorien von den „defended area" der Ornithologen zu unterscheiden.

Die Bereitschaft der Revierlibelle das Revier zu verteidigen, war allerdings recht verschieden. Spätere Versuche von Mayer (1962) ergaben, daß diese Bereitschaft mit dem Vorrücken der Tageszeit abnahm, daß gegen den Abend zu das Revier leichter von einem Eindringling zu besetzen war.

Für die Paarungsversuche der Männchen untereinander, die Moore in England viel häufiger als in Afrika beobachten konnte und von denen auch die amerikanischen Autoren nicht viel zu berichten wußten, schlug Moore folgende Deutung vor. Libellen haben Paarungs- und Kampfinstinkte; begegnen sich Männchen und Weibchen, werden Paarungsreaktionen, begegnen sich Männchen, Kampfreaktionen ausgelöst. Dieses Ver-

halten wurde in der ursprünglichen Heimat der Libellen, in den Tropen, entwickelt. In England, wie in Mitteleuropa, wo die Lebensbedingungen für die Libellen ungünstiger sind, trat eine Verhaltensänderung ein; die Paarungsinstinkte wurden verstärkt, vielleicht um die ungünstigeren Lebensbedingungen durch eine erhöhte Fortpflanzungsrate auszugleichen. Durch diese Verstärkung kann es sich ergeben, daß die Libelle auch auf solche Reize mit Paarungshandlungen antwortet, die unter anderen Umständen, etwa in den Tropen, Kampfreaktionen zur Folge gehabt hätten, und daß es zu Kopulationsversuchen inter mares kommt.

Untersuchungen über die Zahl der Libellen über einem Biotop ergaben, daß auf hundert Meter Uferlänge für die kleine Art *Agrion puella* (L.) 115, für die größere *Aeschna cyanea* Müller 1 Exemplar errechnet werden konnte. Die Zahl der Libellen, die einen bestimmten Biotop bevölkerten, war durch die Größe und Beschaffenheit des Biotops und die Körpergröße der Libelle bestimmt. Die Zahl blieb recht konstant; Abgänge ergänzten sich durch Zuzug neuer Libellen, Übervölkerung wurde durch Territorialität hintangehalten. Diese sicherte der Revierlibelle die über dem Revier erscheinende Beute, verhinderte Störung bei Paarung und Eiablage und verringerte wohl auch Verluste durch Libellenfeinde, die ein überbevölkerter Biotop leicht anlocken konnte. Die durch Territorialität vertriebenen Libellen wurden gezwungen, neue Biotope aufzusuchen, wodurch auch das Verbreitungsgebiet der Art vergrößert wurde.

b) Niederere Territorialitätsformen

Bisher war das auffallende Verhalten großer Libellen, wie *Anax, Aeschna* oder *Somatochlora,* beobachtet worden. Als die Untersuchungen auch auf das unauffälligere Verhalten kleinerer Libellen ausgedehnt wurden, kamen immer einfachere Territorialitätsformen zur Kenntnis.

Mayer (1961) untersuchte das Verhalten von *Sympetrum vulgatum* (L.) an verschiedenen Biotopen in Oberösterreich. Verglichen mit einem *Anax* oder *Aeschna* war bei dieser Art der territoriale Trieb merkbar schwächer. War das Wetter günstig, konnten bis zu fünf Stunden Revierbesetzung notiert werden, doch schon eine längere Beschattung hatte das Verlas-

sen des betreffenden Revieres zur Folge. Die *Sympetrum*-Männchen verbrachten auch nicht die meiste Zeit im Revier damit, das Revier abzufliegen, wie von *Anax* und *Aeschna* bekannt, sondern wählten sich auf vorspringenden Zweigen oder einzelnen Halmen Sitzplätze, „Warten", aus, von denen aus das Revier beobachtet wurde.

Erschienen Weibchen über den Revieren, wurden sie durch Überfliegen am Nacken ergriffen und zur Paarung gebracht. Die Eiablage erfolgte aber nicht innerhalb der Reviere, sondern außerhalb, an Stellen, wo eine submerse Vegetation bis an die Wasseroberfläche reichte. Hier konnten auf einer Fläche von zwei Quadratmetern bis zu 10 Paare einträchtig nebeneinander bei der Eiablage beobachtet werden. Von Territorialität oder irgend einem agressiven Verhalten war hier nichts zu merken.

Johnson (1962) beobachtete die nordamerikanische Art *Pachydiplax longipennis* Burm.; die Männchen erwählten sich „Warten" („perch sites") und verteidigten den Raum herum als Reviere. Auf den „Warten" wurde beim Sitzen oft der blauweiß bereifte Hinterleib in die Höhe gestreckt, was der Autor als Anzeige der Revierbesetzung deutete. Paarung und Eiablage fanden innerhalb der Reviere statt, wobei das Männchen in der Nähe des eierlegenden Weibchens blieb, wohl um Störungen abzuwehren.

Die Untersuchungen des amerikanischen Forschers Kormondy (1959) machten uns mit einer neuen, niederen Form der Territorialität, richtiger vielleicht territorialen Vorstufe, bekannt.

Der Autor untersuchte das Verhalten einer nordamerikanischen Libellenart (*Tetragoneuria cynosura* Say) am Ufer eines Sees im Staate Michigan. Hier hielten sich die Männchen über kleinen, aus vorspringenden Uferrändern gebildeten Buchten von 10 bis 30 Fuß Länge auf.

In diesen Buchten, der Autor verwendete die Bezeichnung „micro-areas", flogen die Männchen etwa 3 Fuß hoch und ebenso weit in den See hinaus. Die Aufenthaltdauer betrug eine Stunde und mehr; rückte der Abend näher, wurde auch die Aufenthaltdauer kürzer.

Kämpfe der Männchen, die für ein territoriales Verhalten hätten sprechen können, waren nicht selten. Flog eine andere, annähernd gleichgroße Libelle ein, wurde darauf regelmäßig mit Anflug geantwortet, nur wenn der Eindringling viel kleiner

war, konnte er unbeobachtet bleiben. Kämpfe zwischen Männchen der gleichen Art endeten in der Regel damit, daß jedes Männchen in sein Revier wieder zurückkehrte; es konnte aber auch beobachtet werden, daß ein Männchen den Revierinhaber verjagte und das eroberte Revier zu dem seinen schlug.

Bezeichnend für das Verhalten in diesen „micro-areas" schien dem Autor eine besondere Art des Fliegens, ein „Rüttelflug" über derselben Stelle, der bis 15 Minuten und etwas länger beobachtet wurde.

Aus diesen Beobachtungen zog der Autor den Schluß, daß die „micro-areas" als eine Art von Territorien zu betrachten seien, aber die Verteidigungsbereitschaft nicht so aktiv sei, daß dieses Verhalten Territorialität im zoologischen Sinne genannt werden könne; es sei eher eine territoriale Vorstufe, für die der Autor den Namen passive Territorialität vorschlug.

Der finnische Forscher Pajunen (1962) machte uns mit einem Verhalten bekannt, das nicht als territorial gelten könne, aber sehr wohl zu einem territorialen Verhalten hinüberleiten könnte. Bei *Leucorrhinia dubia* v. d. Lind. waren Reviere nicht nachweisbar und die Kämpfe der Männchen fanden stets in Verbindung mit Paarung und Eiablage statt. Indessen ließen sich Ansätze erkennen, die — in entwickelterer Form — im territorialen Verhalten anderer Libellen zu finden sind.

So wurde beobachtet, daß die Geschlechter oft an verschiedenen Plätzen fliegen; die Männchen vorwiegend über Gewässern, die Weibchen auch viel im Walde. Die Trennung der Geschlechter begegnet uns in den getrennten Revieren territorialer Arten und könnte auf diese Weise entstanden sein. Sodann, daß die Männchen eierlegende Weibchen gegen andere Männchen verteidigen und daß die Verteidigung mit dem von Kormondy beobachteten Rüttelflug verbunden war. Auch dies könnte als ein Übergang zu einem territorialen Verhalten gedeutet werden, denn von der Verteidigung eierlegender Weibchen zur Verteidigung der Eiablagestätten ist der Schritt nicht weit.

II. Territorialität bei Zygoptera

a) Hochentwickelte Territorialitätsformen

Etwa ab 1951 wurden auch *Zygoptera* zu territorialen Studien herangezogen und erwiesen sich als außerordentlich geeignet. *Calopteryx virgo* (L.) und *Cal. splendens* (Harris) wurden von Buchholtz (1951) und Zahner (1960) untersucht. Sie zeigten eindeutig territoriales Verhalten. Die Männchen besetzten Reviere und verteidigten sie gegen Eindringlinge, besonders dann, wenn dies ein Männchen der gleichen Art war.

Zahner konnte den schon früher vermuteten Begriff der „Reviertreue" einwandfrei nachweisen. Von 87 markierten Männchen besetzten 18 zwei Tage, 11 drei und 1 Männchen sogar 13 Tage hintereinander das gleiche Revier, während von 63 markierten Weibchen nur ganz wenige ein zweitesmal wieder über dem Revier erschienen. Als Durchschnitt der Reviertreue wurden für *C. virgo* 3,1, für *C. splendens* 1,9 Tage errechnet.

Als durchschnittliche Reviergröße wurde für *C. virgo* 1,9 m Länge und 0,7 m Breite, für *C. splendens* 2,6 und 0,9 ermittelt. Die Männchen sonderten innerhalb der Reviere einen Abschnitt für die Eiablage der Weibchen aus. Damit war gegenüber dem Verhalten der *Anisoptera* ein bedeutsamer Unterschied gegeben, denn hier waren bei einigen Arten Jagd- und Ablagereviere oft getrennt und bei *Sympetrum vulgatum* (L.) waren die Ablagestätten durch das Fehlen jeder Kampfhandlung ausgezeichnet.

Eine Übereinstimmung mit einfacheren Territorialitätsformen der *Anisoptera* ergab sich dadurch, daß auch die beiden *Calopteryx*-Arten „Warten" bezogen. Diese bestanden meist aus exponierten Pflanzenteilen 10—50 cm über der Wasserfläche, von wo aus das Revier beobachtet und Verteidigungsflüge gestartet wurden.

Die Revierkämpfe spielten sich oft mit erbitterter Heftigkeit ab, wie der Autor schilderte (p. 107): „Zuweilen kommt es zu langen Kämpfen, in denen (entgegen den Angaben von Buchholtz, 1951) keineswegs immer der Revierbesitzer siegt. Besonders vormittags können Eindringlinge Erfolg haben. Meist läßt sich bereits aus dem Verhalten des Neulings entnehmen, ob er den Revierbesitzer vertreiben will; er trägt dann seinen Angriff in raschen, scharfen Flugbewegungen bis auf wenige Zentimeter heran und weicht auf den Gegenangriff nur über kurze Strecken

aus. Angriff und Gegenangriff können sich nahezu pausenlos über viele Stunden bis zur Erschöpfung eines der beiden Partner ablösen; schließlich ergreift das weniger ausdauernde Männchen die Flucht.“

Nimmt man die Heftigkeit der Kampfreaktionen zum Kriterium der Territorialität, so lassen die hier geschilderten Kampfhandlungen einen sehr hohen Grad von Territorialität erkennen. Von Kämpfen zwischen Männchen, die als mißglückte Kopulationsversuche zu deuten wären, weiß der Autor nichts zu berichten, obwohl gerade in dieser Gattung solche Kopulationsversuche oft beobachtet worden sind.

Die Beobachtung des Verhaltens der Männchen und Weibchen zeigte, daß die Männchen die Weibchen nur innerhalb eines bestimmten Bereiches verfolgten. Über dem Bache wurden fliehende Weibchen bis zu 60 m weit verfolgt, uferwärts ging die Verfolgung dagegen nicht über eine Strecke von 50—60 cm hinaus. Daraus konnte geschlossen werden, daß die Männchen einen gewissen, über dem Bach befindlichen Bereich als Paarungsraum betrachteten. Es gab also außer den aktiv verteidigten Territorien noch Bereiche, die zwar für eine bestimmte biologische Funktion beansprucht, aber nicht verteidigt wurden. Wir gehen kaum fehl, hier einen Anklang an die passive Territorialität Kormondys zu erblicken.

Weiters machte Zahner die Feststellung, daß es Bereiche gab, der Autor nannte sie „neutrale Zonen“, wo Männchen und Weibchen nicht mehr aufeinander reagierten. Diese Zonen begannen in einiger Entfernung vom Wasser und hier wurden auch die Schlafplätze gefunden, wo entweder die Geschlechter getrennt, oder auch zusammen, einmal wurden bis 140 Libellen an einem solchen Schlafplatz gezählt, die Nacht verbrachten.

Die Topographie des Lebensraumes dieser beiden Arten war also recht mannigfaltig. Es gab Verteidigungsreviere mit „Warten“ und Eiablageplätze darin; es gab unverteidigte Paarungsbereiche und schließlich „neutrale Zonen“ mit Schlafplätzen. Jedem dieser topographischen Abschnitte entsprach ein bestimmtes Verhalten, ein bestimmter Grad der Territorialität. Es führte vom Fehlen einer Reaktion in der neutralen Zone über passive Territorialität im Paarungsbereich zu aktiver Territorialität im Verteidigungsrevier.

Überblickt man die Untersuchungen Zahners, so ergeben sich zusammengefaßt etwa folgende Resultate:

Die (untersuchten) Kleinlibellen zeigen eine hochentwickelte

Territorialität. Die Dauer der Revierbesetzung und die Größe der Reviere wurde im Durchschnitt berechnet und ist artspezifisch verschieden. Innerhalb der Reviere werden verschiedene, den biologischen Funktionen angepaßte Bereiche unterschieden, denen jeder ein bestimmter Typus des Verhaltens entspricht.

b) Niedere Territorialitätsformen

Die Arbeiten von zwei amerikanischen Forschern machten uns mit niedereren Territorialitätsformen bekannt. Sie zeigten, daß sich die Entwicklung der Territorialität bei Kleinlibellen *(Zygoptera)* über ähnliche Stadien wie bei Großlibellen *(Anisoptera)* vollzieht und daß in beiden Gruppen in den Anfangsstadien der Territorialität die „Warten" eine große Rolle spielen.

Johnson beobachtete das Verhalten einer amerikanischen Libelle (*Heterina americana* Fabr.), die zur gleichen Familie wie die von Buchholtz und Zahner beobachteten Arten gehört.

Auch bei dieser Libelle erwählten sich die Männchen „Warten" („perch sites"), von denen aus das Revier beobachtet wurde; um den Besitz dieser „Warten" wurden heftige Kämpfe ausgefochten. Diese Kämpfe nahmen oft den Charakter eines Zirkelfluges („circle flight") an; Revierlibelle und Eindringling jagten sich in einem immer weiter werdenden Kreis, bis eine Libelle den Zirkel sprengte und das Weite suchte. In der Regel blieb die Revierlibelle siegreich; von 63 markierten Männchen kehrten 45 als Sieger auf ihre „Warten" zurück, 18 Männchen mußten dem Eindringling weichen. Von den 18 Eindringlingen besetzten 15 die von der Revierlibelle geräumte „Warte", was beweist, daß die Kämpfe der „Warten" wegen ausgefochten wurden und daß die „Warten" nicht zufällig, sondern bestimmter Eigenschaften wegen von den Revierlibellen besetzt und von den Eindringlingen begehrt wurden.

Nach den Ausführungen des Autors scheinen sich die Kämpfe nur um die „Warten" und nicht zur Verteidigung irgendwelcher, erkennbar abgegrenzter Räume abgespielt zu haben. Auch eine Unterteilung der Reviere in Paarungs- und Eiablagestätten und abgesonderte Schlafplätze wurde nicht beobachtet.

Da sich also die Territorialität dieser Art im Wesen auf eine Verteidigung der „Warten" beschränkte, kann sie als ein relativ

niederes Entwicklungsstadium betrachtet werden. Verglichen mit ihr steht die Territorialität der beiden, zur gleichen Familie gehörenden, europäischen Arten auf einem ungleich höheren Stadium.

Eine zweite, noch niederere Territorialitätsform brachte die Arbeit von Bick (1961) zur Kenntnis. Der Autor studierte zwei Sommer hindurch das Verhalten einer kleinen Libelle (*Lestes disjunctus australis* Walk.) an einem Tümpel im Staate Oklahoma.

Die Männchen besetzten „Warten", in der Regel auf den Stengeln von *Eliocharis,* und starteten von hier aus zu Beuteflügen und zur Paarung. Kämpfe um den Besitz der „Warten" fanden nicht statt, so daß dieses Verhalten nicht als territorial, höchstens als ein erster Ansatz zu einer „passiven Territorialität" zu bezeichnen ist. Bei dieser Art geht das Verhalten in ein gewöhnliches, nicht territoriales über.

Überblickt man abschließend die territorialen Verhaltensformen bei Libellen, so kann man feststellen, daß von einem Verhalten, das sich kaum von einem gewöhnlichen unterscheidet, eine ganze Skala der verschiedensten Entwicklungsstadien auftritt, bis die höchste Form in einer immer intensiveren, mit komplizierten Flugmanövern verbundenen Verteidigung verschiedener, den biologischen Funktionen angepaßter Räume erreicht wird.

Es liegt kein Grund vor, dieses Verhalten von dem bei höheren Wirbeltieren, vor allem Vögeln, beobachteten und als Territorialität bezeichneten zu unterscheiden.

Es ist sicher auch kein Zufall, daß dieses Verhalten gerade bei Vogel und Libelle weit verbreitet und hoch entwickelt ist. Beide Gruppen haben viel gemeinsames. Beide sind Augen- und zum überwiegenden Teil auch Tagtiere; beide haben in der Körperfärbung starke geschlechtliche Unterschiede entwickelt; beide zeigen komplizierte Paarungs- und Brutinstinkte; beide suchen sich auf annähernd gleiche Weise ihre Nahrung, die für viele von ihnen aus der gleichen Beute (kleine Insekten) besteht; schließlich haben sich beide, der Vogel im Wirbeltierstamm, die Libelle bei den Insekten, zu den vollkommensten Flugtieren entwickelt.

Territorialität ist im Tierreich weit verbreitet; bei den Wirbellosen wird sie, außer bei Libellen, noch bei einigen Ameisenarten, wo sie mit den sozialen Instinkten eng verbunden auf-

tritt, von einem Käfer, dem Totengräber, und bei einigen Krabben angenommen.

Beim Totengräber *(Necrophorus)* war schon seit langem bekannt, daß stets nur ein Weibchen oder ein Weibchen und ein Männchen unter dem Kadaver gefunden werden, obwohl meist mehrere Käfer den Kadaver vergraben. Pukowski (1933) fand, daß die Weibchen um den Kadaver, wo die Eier abgelegt werden, kämpfen und das Weibchen, das aus diesen Kämpfen siegreich hervorgeht, seine Eier unter dem Kadaver ablegt. Hier wäre also die Territorialität an das weibliche Geschlecht, an die Brutpflege gebunden und hätte den Zweck, dem Weibchen den ganzen Kadaver für seine Brut zu sichern.

Bei den Krabben der Gattung *Uca* vollführen die Männchen mit ihrer Schere Bewegungen, die entfernt an Handbewegungen, an Winken erinnern, weshalb sie auch „Winkerkrabben" genannt werden. Verwey (1930) nimmt an, daß mit dem Winken die Bereitschaft mitgeteilt wird, das Wohngebiet zu verteidigen; mit den Worten des Autors (l. c., p. 206): „Hier ist ein Mann, hütet euch ihn nicht zu hindern!"

Mag auch die Deutung dieser Verhaltensarten als Territorialität noch umstritten sein, so ist ihre Erwähnung hier am Platze, wenn auch nur, um zu weiteren Untersuchungen in dieser Richtung anzuregen.

Territorialität ist bei Libellen von allen Wirbellosen am deutlichsten ausgebildet und wurde hier auch am gründlichsten untersucht. Wir haben die Geschichte ihrer Entdeckung verfolgt. Sie wurde zuerst bei Libellen bekannt, die ihre Territorialität auffällig zur Schau tragen. Später, als die Aufmerksamkeit auf dieses Problem gelenkt, der Blick dafür geschärft war, wurden immer einfachere Territorialitätsformen bekannt, bis zu solchen, die sich — auch für den Kenner — kaum von einem gewöhnlichen Verhalten unterscheiden.

Als Vorstufen der Territorialität wurden Verhaltensformen gedeutet, die, ohne territorial zu sein, im territorialen Verhalten anderer Libellen wieder auftreten, wie das Erwählen eines bestimmten Sitzplatzes, der immer wieder angeflogen wird, oder die Verteidigung eierlegender Weibchen. Es wird hier angenommen, daß sich Territorialität über solche Vorstufen entwickelt hat. Sie gilt als gegeben, wenn der angeflogene Sitzplatz, der abgeflogene Raum gegen andere Libellen, vor allem der gleichen Art und des gleichen Geschlechtes, verteidigt wird.

Territorien dienen biologischen Möglichkeiten. Wir haben Jagd-, Paarungs- und Eiablageterritorien kennengelernt. Fällt die biologische Möglichkeit aus, etwa durch Schlechtwetter oder Nacht, hört auch die Territorialität auf. Ergeben sich neue biologische Möglichkeiten, kann Territorialität ausgelöst werden, wie die Verteidigung der Brutplätze durch die Weibchen nach dem Wegfangen der Männchen gezeigt hat. Libellen mit einem großen Aktionsradius können verschiedene, räumlich getrennte und den biologischen Zwecken angepaßte Territorien haben. Libellen mit einem kleineren Aktionsradius können ihr Territorium in verschiedene, den einzelnen biologischen Zwecken angepaßte Territorien unterteilen.

Zur Bereitschaft, das Territorium zu verteidigen, kann vielleicht noch das Bestreben hinzukommen, diese Bereitschaft der Umgebung, richtiger wohl den Konkurrenten, bekanntzugeben, wie es *Pachydiplax longipennis* Burm. durch das Emporrecken des Hinterleibes oder die Winkerkrabbe mit ihren Scherenbewegungen machen. Beim Vogel geschieht es, wie schon seit langem bekannt, durch Lautäußerungen. Hier eröffnen sich dem Forscher ganz neue und vielversprechende Perspektiven; hier könnte vielleicht der Ansatz zur Erforschung der Libellensprache gefunden werden. Da Libellen ausgesprochene Augentiere sind, dürfte es eine Art Bewegungssprache sein; viele Einzelbeobachtungen sprechen dafür. So ist bei *Calopteryx* das Auf- und Zuklappen der Flügel bestimmt eine Abwehrbewegung, der Rüttelflug der Männchen verschiedener Arten vielleicht eine Aufforderung an das Weibchen die Eier abzulegen. Hier könnten systematische Untersuchungen bestimmt viel Interessantes an den Tag bringen.

Literaturverzeichnis

Bartenef, N. A., 1932: Über die Tageskurven des Fluges von Aeschna juncea L. (Odonata) an Hochgebirgsgewässern. — Zool. Anz 98: 91 bis 94.

Bick, G. H., 1961: An adult population of Lestes disjunctus australis Walker (Odonata: Lestidae). — The Southwestern Naturalist 6: 111 bis 137.

Bilek, A., 1953: Interessante Beobachtungen über Anax parthenope Selys (Odonata). — Nachrichtenbl. Bayr. Entom. 2: 84—85.

Buchholtz, Chr., 1951: Untersuchungen an der Libellengattung Calopteryx Leach unter besonderer Berücksichtigung ethologischer Fragen. — Ztschr. Tierpsychol. 8: 273—292.

Fudakowski, J., 1930: Beitrag zur Biologie einiger Odonaten-Arten. — Konowia 9: 1—7.

Howard, H. E., 1920: Territory in Bird Life. — Murray, London.

Jakobs, M. E., 1955: Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. — Ecology 36: 566—586.

Johnson, C., 1962: A description of territorial behavior and a quantitative study of its function in males of Hetaerina americana (Fabricius) (Odonata: Agriidae). — Can. Entom. 94: 178—192.

— — 1962: A study of territoriality and breeding behavior in Pachydiplax longipennis Burmeister (Odonata: Libellulidae). — Southwestern Naturalist 7 (3—4): 191—197.

Kormondy, E. J., 1959: The systematics of Tetragoneura, based on ecological, life history, and morphological evidence (Odonata: Corduliidae). — Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan 107: 1—79.

Mayer, G., 1957: Bewegungsweisen der Odonatengattung Aeschna. — Jahrb. öster. Arbeitskreises f. Wildtierforschung 1—4 (sep.).

— — 1961: Studien an der Heidelibelle Sympetrum vulgatum (L.). — Naturkundl. Jahrb. d. Stadt Linz 1961: 201—217.

— — 1962: Untersuchungen zum territorialen Verhalten von Aeschna cyanea Müller. — IX. Intern. Kongreß f. Ent. Wien, Bd. III: 278—281.

Moore, N. W., 1952: On the so-called „territories“ of dragonflies (Odonata-Anisoptera). — Behaviour 4: 85—100.

— — 1953: Population density in adult dragonflies (Odonata-Anisoptera). — J. Anim. Ecology 22: 344—359.

— — 1957: Territory in dragonflies and birds. — Bird Study 4: 125—130.

— — 1960: The behaviour of the adult dragonfly in: P. S. Corbet, C. Longfield, N. W. Moore „Dragonflies“, London.

— — 1962: Population density and atipical behaviour in male Odonata. — Nature 194: 503—504.

Pajunen, J. V., 1962: Studies on the population ecology of Leucorrhinia dubia v. d. Lind. (Odon.: Libellulidae). — Ann. Zool. Soc. Vanamo 24, Nr. 4: 1—79.

Pukowski, E. N., 1933: Oekologische Untersuchungen an Necrophorus. — Zeitschr. f. Morph. u. Oekol. 27: 518—586.

St. Quentin, D., 1934: Beobachtungen und Versuche an Libellen in ihren Jagdrevieren. — Konowia 13: 275—282.

Taschenberg, E. L., 1869: Illustriertes Thierleben. Eine allgemeine Kunde des Thierreiches von A. E. Brehm.

Verwey, J., 1930: Einiges über die Biologie ostindischer Mangrovekrabben. — Treubia 12: 167—261.

Wesenberg-Lund, C., 1913: Odonatenstudien. — Int. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrograph. 6: 155—228, 373—422.

Zahner, R., 1960: Über die Bindung der mitteleuropäischen Calopteryx-Arten (Odonata, Zygoptera) an den Lebensraum des strömenden Wassers. II. Der Anteil der Imagines an der Biotopbindung. — Int. Rev. ges. Hydrobiol. 45 (1): 101—123.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Douglas St. Quentin, Wien XVIII, Richard-Kralik-Platz 2, Österreich.